<36636681170011

Beiträge zur Lehre

von der

elektrischen Nervenreizung.

Inaugural-Dissertation

zur

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

in der

Medicin, Chirurgie und Geburtshülfe

vorgelegt der

hohen medicinischen Facultät

der

Universität Zürich

von

Adolf Bernhard Meyer

von Hamburg.

Zürich,

Druck von Zürcher und Furrer.

1867.

Meinem Vater

in

Liebe und Dankbarkeit

gewidmet.

I. Einleitung.



Es ist von Fechner in hohem Grade wahrscheinlich gemacht worden, jedoch ohne dass es ihm gelang, es in aller Schärfe experimentell zu beweisen, dass ganz allgemein genommen die Nervenerregung dem Reize proportional sei. Fick hat darauf in seinen »Untersuchungen über elektrische Nervenreizung (Braunschweig 1864)« dargethan, dass für den motorischen Nerven im Falle elektrischer Reizung der Zuwachs zur Erregung wirklich dem Zuwachs zur Reizgrösse genau proportional sei; er drückt (S. 18) das Verhältniss so aus, dass er sagt: »Wir sehen die drei variabelen Grössen: Reiz, Erregung, Muskelarbeit in derartiger Abhängigkeit von einander, dass das Wachsen der einen proportional ist dem Wachsen einer jeden von beiden andern.«

Allein diese Proportionalität hat allgemein und in unserem speziellen Falle nur Gültigkeit innerhalb gewisser Grenzen. Es scheint auch a priori nichts Ungereimtes in sich zu schliessen, wenn man annimmt, dass die molekulare Anordnung eines Nerven in einem bestimmten Erregungszustande gewissermassen ein so stabiles Gleichgewicht mit sich bringe, dass verstärkte Reize keinen Einfluss mehr gewinnen können auf eine mögliche weitere Umgestaltung der Lage der einzelnen Moleküle gegen einander und in Folge dessen auf die uns als Maass der Erregung dienende

Grösse der Muskelzuckung. Derart oder ähnlich stellte man sich den Vorgang auch vielleicht vor, wenn man sagte:

»So beantworten z. B. die Muskeln schwache elektrische Nervenreize so stark, dass eine Verstärkung der Wirkung bei noch erhöhter Reizung nicht mehr an ihnen zu bemerken ist.« (Schiff, Nervenphysiologie, S. 76) oder wie der neueste Schriftsteller über die Physiologie des Nervensystems, Eckhard (Giessen 1866) sich S. 94 ausdrückt:

»Unser allgemeines Gesetz der Reizung sagt, dass die Anregung zur Bewegung um so grösser sei, je grösser die Stromesschwankung ausfalle. Diess hat indess seine Grenzen. Von einem gewissen Punkte an hat, selbstverständlich unter übrigens gleichen Umständen, eine Vergrösserung der Stromesschwankung keine Verstärkung der Zuckung mehr zur Folge, die letztere hat bei jenem Punkte ihr Maximum.«

Diese Beschränkung des von Fechner aufgestellten allgemeinen Gesetzes erleidet nun eine weitere Modification durch eine Experimental-Beobachtung, welche Hr. Prof. Fick gelegentlich seiner vielfachen Untersuchungen über elektrische Nervenreizungen machte und die derselbe so freundlich war, mir zur genaueren Prüfung und Sicherstellung zum Zwecke der Anfertigung meiner Inaugural-Dissertation zuzuweisen.

Ich erlaube mir nun in Folgendem die Resultate meiner Versuche darzulegen; dieselben sind im hiesigen physiologischen Laboratorium unter Leitung des Hrn. Prof. Fick, dem ich für seine stets bereitwillige Unterstützung meinen aufrichtigen Dank ausspreche, angestellt worden.

II. Feststellung der Thatsache.

Man beobachtet, wenn man den Inductionsschlag eines wie immer gerichteten Stromes durch ein Froschmuskelnervenpräparat sendet, wenn derselbe durch Schliessung des primären Stromkreises erzeugt wird, dass von einer gewissen Stärke der Reize an die Zuckungen von Neuem wachsen über das scheinbare Maximum hinaus.

Ob dieses Verhalten sich auch bei Oeffnungs-Inductionsschlägen zeige, muss ich vorerst dahingestellt sein lassen. Allerdings kam es mitunter auch bei diesen zur Anschauung, wenn auch in weniger ausgesprochenem Maasse, und ohne dass ich ein genaues Augenmerk darauf richtete; jedoch bedürfte es einer weiteren eingehenden Experimental-Untersuchung zur sicheren Constatirung des Factums, und ich beschränke mich daher in den folgenden Mittheilungen auf das unzweifelhaft feststehende Phänomen, wie es zur Erscheinung kommt bei Schliessungs-Inductionsschlägen.

Schon früher sind von Fick (Unters. über elektrische Nervenreizung, S. 22, ff.) »übermaximale« Zuckungen in ihrer Abhängigkeit von der Dauer eines den Nerven absteigend durchfliessenden elektrischen Stromes einer eingehenden Betrachtung unterzogen worden, allein in dem jetzt vorliegenden Falle soll es sich um übermaximale Zuckungen, abhängig hauptsächlich von der Stromstärke, handeln.

Ausnahmslos tritt diese Erscheinung allerdings nicht ein; man stösst bei einer Reihe von Versuchen dann und

wann auf ein Präparat, welches hartnäckig die Ueberschreitung eines einmal erreichten »Maximums« bei wachsenden Reizen verweigert. Es gelang mir jedoch nicht, die Bedingungen ausfindig zu machen, unter denen eben das Misslingen des Versuches statt hat; es ist vielleicht nicht verkehrt, individuelle Verschiedenheiten der Frösche dafür anzusprechen, indem ein Mangel an Reizbarkeit der Ausdruck für ein gewisses Herabgestimmtsein der ganzen Nerventhätigkeit, analog dem des Gemeingefühls, sein kann. Da jedoch das Ausbleiben der Erscheinung nur Ausnahme ist und verhältnissmässig doch nur selten vorkommt, so will ich die weiteren möglichen Gründe unberührt lassen.

Zur Anstellung der Versuche bediente ich mich eines Du Bois-Reymond'schen Schlittenmagnetelektromotors mittlerer Grösse; durch Annäherung der secundären Spirale an die primäre nach einem Modus, den eine empirisch graduirte Scala vorschrieb, wurde der Reiz für jede Zuckung um eine bestimmte Anzahl von Einheiten jedes Mal verstärkt, bis das vollständige Uebereinanderstehen der beiden Rollen eine weitere Steigerung nicht mehr gestattete. Ich fand im physiologischen Laboratorium des Hrn. Prof. Fick einen derartig graduirten Schlittenapparat vor, und ich erlaube mir, die Methode, nach welcher die Eintheilung gemacht worden ist, an dieser Stelle zu veröffentlichen, da dieselbe für Manchen vielleicht von Interesse sein könnte, indem sie nämlich gestattet, bei der allmähligen Steigerung von Reizen eine gewisse Proportionalität in dieser herzustellen, die sicherlich für viele Versuche werthvoller ist als entweder eine Steigerung der Stromstärke durch Nähern der secundären Spirale um je einen oder mehrere

Centimeter an die primäre, oder gar als das eines bestimmten Planes entbehrende willkürliche Verschieben der Rollen gegen einander.

Indem man der Eintheilung des Schlittens nach Centimetern folgte, würde vorerst für eine Reihe von Stromstärken, etwa vom Abstand 10 Centimeter an bis zur vollständigen Uebereinanderschiebung der Rollen, für die Stromstärke, die einem jeden Centimeter entsprach, an einer Spiegelboussole die Ablenkung bestimmt, indem bekanntlich bis zu einer gewissen Grenze die Stromstärke dem Ablenkungswinkel proportional ist. Eine solche Versuchsreihe gestaltete sich nun z. B. folgendermassen:

Rollenabstand.	Ablenkung.	Differenz.
10	626—640	14
9	626—648	22
8	626--658	32
7	626—678	52
6	626—709	83
5	626—742	116
4	626—785	159
3	626—828	202
2	624—858	234
1	624—892	268

Dann wurde eine zweite Bestimmungsreihe gemacht nach Herstellung oder Aenderung der Astasie in der Boussole, die eben dadurch gestattete für grössere Abstände wieder bedeutendere Ablenkungen zu erhalten. Diese zweite Reihe musste einige Abstände mit der ersten gemeinsam haben und gestaltete sich etwa folgendermassen:

Rollenabstand.	Ablenkung.	Differenz.
8	202— 93	109
9	200—133	67
10	185—135	50
11	187—151	36
12	192—166	26
13	187—167	20
14	192—177	15
15	194—179	15
.	.	.
.	.	.
.	.	.

Es war nun leicht möglich nach dem Verhältniss der in beiden Reihen vorkommenden gleichen Faktoren die Zahlen der einen Reihe auf die der andern zu reduziren und dann die so gewonnenen Werthe zur Entwerfung einer Curve zu verwenden, auf deren Abscisse die Rollenabstände nach Centimetern verzeichnet waren und deren Ordinaten den jedes Mal dazu gehörigen Stromstärken entsprachen. Durch graphische Interpolation ferner war es unschwer für die Stromstärken, welche nach einem bestimmten Modus steigenden Zahlen entsprachen, also z. B.:

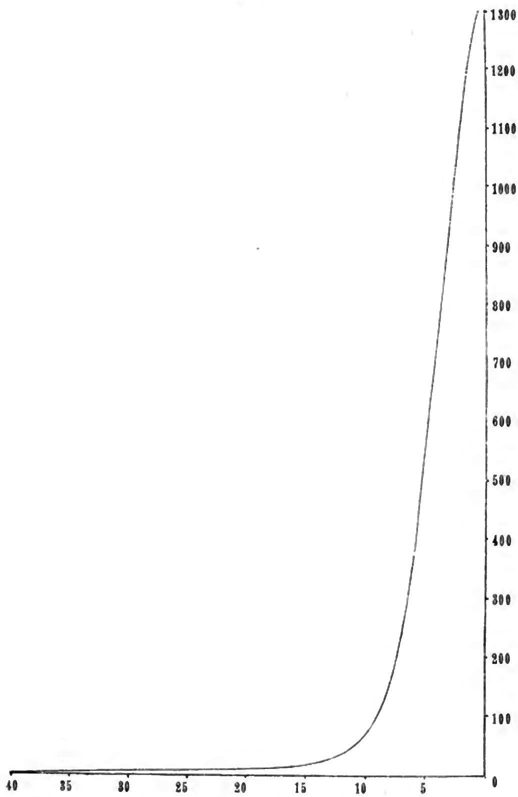
1	2	3	.	.	.	10
10	20	30	.	.	.	100
100	200	300	.	.	.	1000 u. s. f.

die zngehörigen Rollenabstände zu finden, die dann auf den Schlitten aufgetragen wurden bezeichnet durch die diesem Abstand zukommende Stromstärkenzahl.

Eine so entworfene Curve hatte eine Gestalt wie sie in Fig. 1 dargestellt ist und es erhellt aus derselben, wie

zu erwarten war, die Unproportionalität zwischen Rollenabständen und Stromstärken und das immer schnellere Wachsen der letzteren mit der Abnahme der ersteren.

Fig. 1.



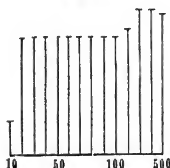
In den gleich mitzutheilenden verschiedenen Versuchen wurde der primäre Strom von je 2, 3 oder 4 grossen Bunsen'schen Elementen hervorgerufen. Die Vorrichtung zum Schluss und zur Oeffnung des primären Stromkreises war vollkommen dieselbe, wie sie von Fick in seiner Abhandlung »Beitrag zur Physiologie des Electrotonus« (Vierteljahrsschrift der Zürcher naturforschenden Gesellschaft, XI. Jahrgang, Heft I) des genaueren geschildert ist; sie kommt im Princip vollständig mit dem Pflüger'schen elektromagnetischen Fallapparate überein. Das Präparat befand sich stets, falls nicht am lebenden Frosch experimentirt wurde, in der feuchten Kammer. Der durch einen jeden Reiz gesetzten Nervenerregung entsprach immer die durch die betreffende Muskelzuckung hervorgerufene Erhebung des Stiftes am Myographionrähmchen an der berussten Platte, so dass in einfacher Weise die Höhe der senkrechten Striche in den folgenden Figuren ein Maass der stattgehabten Nervenerregung abgiebt.

Ich erlaube mir nun vorerst als Paradigmata eine kleine Zahl von Beobachtungen mitzutheilen, die aus einer grösseren Reihe von Versuchen ausgewählt sind.

Versuchsreihe I.

Schliessungsschläge; absteigender Strom; 2 Elemente.

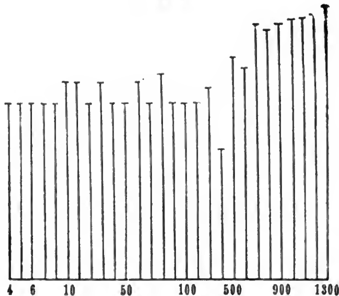
Fig. 2.



Versuchsreihe II.

Schliessungsschläge; absteigender Strom; 4 Elemente; der Muskel ist mit 5 gr. belastet; zwischen je zwei Zuckungen verstreicht die Zeit von 15 Secunden.

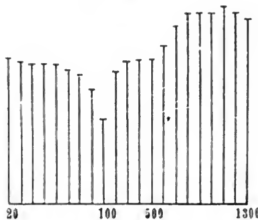
Fig. 3.



Versuchsreihe III.

Schliessungsschläge; aufsteigender Strom; 10 gr. Belastung; 15 Sec. Pause.

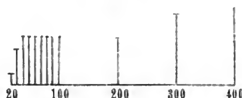
Fig. 4.



Versuchsreihe IV.

Schliessungsschläge; aufsteigender Strom; die Ordinaten sind der bessern Anschaulichkeit wegen in die Abstände vom Nullpunkt gerückt, welche der zugehörigen Stromstärke entsprechen.

Fig. 5.



Aus diesen Figuren ist sofort ersichtlich, dass das bis dahin bekannte und sogenannte Maximum der Erregung seinen Namen mit Unrecht trägt, dass, wenn man nur die Reize hinreichend verstärkt, eine weitere Steigerung der Erregung und Muskelzuckung eintritt, eben die, welche von Fick mit dem Namen der »übermaximalen« belegt worden ist. Dass dieselbe so lange hat übersehen werden können, ist sicherlich sehr eigenthümlich, allein aus von Fick schon angeführten Gründen wohl erklärlich. Ueber das Ausbleiben jeglicher Zuckung bei einer bestimmten Stromstärke in der Versuchsreihe III habe ich mich hier nicht weiter auszulassen, da von demselben Forscher schon an mehren Orten darüber Mittheilungen gemacht sind. Ueber die Natur der Unregelmässigkeiten, welche die Zuckungen in der Versuchsreihe II während des ersten Maximums bieten, vermag ich keinen sicheren Aufschluss zu geben, allein sie sind auch nicht im Stande, das deutliche Bild der erreichten Stufe zu verwischen und daher an dieser Stelle weniger von Interesse.

Es würde übrigens in den mitgetheilten und den noch mitzutheilenden Reihen das Stehenbleiben auf der ersten Stufe, dem »Maximum«, durch die Zuckungen weit auffälliger zur Anschauung gekommen sein, wenn die Rollenabstände nach Centimetern als Abscisse benutzt worden wären und nicht die Stromstärken. Es wären dann beispielsweise 10 Zuckungen zu verzeichnen gewesen, wo im letzteren Fall nur 4 statt hatten.

III. Das Phänomen ist nicht Folge der Ermüdung oder des Absterbens.

Um dem Einwand zu begegnen, dass die Erscheinung nur resultire aus einer Modification des Nerven selbst oder seiner Erregbarkeit, herrührend von den Veränderungen, die wiederholte Reize oder all' die Umstände hervorrufen können, welche eintreten, wenn ein Organ aus dem ineinandergreifenden Mechanismus des lebenden Thieres herausgenommen ist, dienten wiederum eine Reihe gleich mitzutheilender Versuche, aus denen ich ebenfalls nur einige auswähle.

Es liegt der erwähnte Einwand nicht so fern, denn es ist ja bekannt, dass nicht gerade der Zustand des unverletzten Lebens die grösste Erregbarkeit bedinge, dass vielmehr, wie Schiff es ausdrückt, »manche Antriebe zu innern Veränderungen des Nerven, denen während des Lebens das mit grösserer Zähigkeit festgehaltene Gleich-

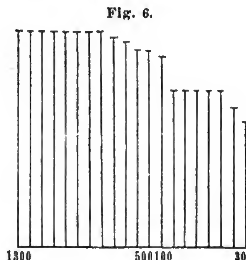
gewicht Trotz bietet, sich in einer späteren Periode des Verfalls mit grösserem Erfolge wiederholen können.«

Wenn man die Reizstärken, die eben wachsend die übermaximalen Zuckungen hervorgerufen hatten, nun in derselben Stufenfolge statt wachsen allmählig bis zu dem Punkt abnehmen liess, wo sie keine Zuckungen mehr auslösten, so musste sich, falls die Erscheinung des Ueberschreitens des sogenannten Maximums wirklich nur von der Reizstärke abhängig ist, wiederum dieselben Erregungsgrade bei denselben Reizstärken einstellen. Das ist nun auch wirklich der Fall, wie die folgende Versuchsreihe lehrt:

Versuchsreihe V.

Schliessungsschläge; absteigender Strom; 4 Elemente; 5 gr. Belastung; 20 Secunden Pause. Es ist nur der rückgehende Theil der Reihe abgebildet.

Fig. 6.



Um aber ferner darzuthun, dass die vorliegende Erscheinung dem Leben angehöre und nicht eine Folge sei von Zuständen, die, gewisser Fesseln ledig, sich nun nach ihnen eigenthümlichen, nur ihnen innewohnenden, von weniger Faktoren abhängigen Gesetzen abspielen können,

war es geboten, am lebenden Thiere dieselbe Regelmässigkeit dieses Verhältnisses zwischen Reizstärke und Erregungsgrad nachzuweisen. Die folgenden Reihen zeigen evident ein gleiches Verhalten wie die oben mitgetheilten. Es wurde in der bekannten Weise an einem Frosch an einem Bein der Musc. gastrocnemius präparirt und an seine Sehne das Häkchen des Myographionrähmchens befestigt; dann am Oberschenkel der Nerv blossgelegt und möglichst direct an denselben die aus feinen Drähten bestehenden Elektroden angelegt; der ganze Frosch aber unter möglichster Schonung aller seiner Funktionen an einem passenden Rahmen derart befestigt, dass er durch seine spontanen oder auf die elektrischen Reizungen folgenden Bewegungen möglichst wenig im Stande war Einfluss zu gewinnen auf den senkrecht zur Axe des Beines herabhängenden frei präparirten Muskel.

Versuchsreihe VI.

Schliessungsschläge; absteigender Strom; 4 Elemente; 5 gr. Belastung; 15 Sec. Pause; nur der rückgängige Theil ist abgebildet.

Fig. 7.

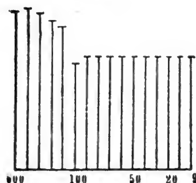
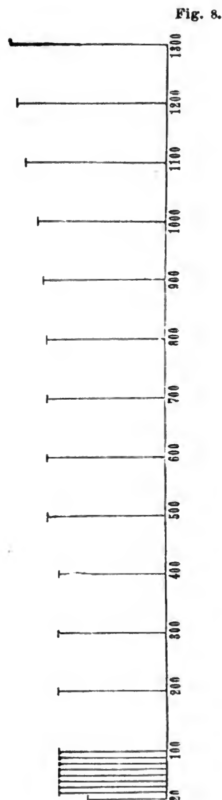


Fig. 8.



Versuchsreihe VII.

Schliessungsschläge; absteigender Strom; 4 Elemente; 5 gr. Belastung; 15 Sec. Pause. In die Abstände vom Nullpunkt gerückt, welche den Stromstärken entsprechen.

Um ferner den Einfluss der Blutcirculation und den des Zusammenhanges des gereizten Nerven mit den Centralorganen zu studiren, wurde erst eine Versuchsreihe in der oben beschriebenen Art angestellt, dann die Arterien und Venen durchschnitten und in gleicher Weise die Reizstärken variirt, endlich durch einen Schnitt durch das Rückenmark der Einfluss der Centralapparate aufgehoben und in gleicher Weise vorgegangen. Es zeigte sich aber, wie auch zu erwarten war, keine wesentliche Veränderung in dem Verhalten. Zu bemerken ist höchstens, dass nach der Durchschneidung der Blutgefässe die Zuckungen höher ausfielen als vorher, und dass, nachdem schon mehre Versuchsreihen an demselben Präparat angestellt worden waren, die verschiedenen Stufen sich allmählich verwischten. Es dürfte aber nach Alle dem nicht zweifelhaft sein, dass man es zu thun hat mit Verhältnissen, die im Leben ihre Analogien finden.

IV. Das Phänomen kommt nicht dem Muskel allein zu.

Es wäre denkbar — und so musste man sich früher die Thatsache auch erklären — dass entweder der Nerv nicht im Stande wäre Reize, die ein bestimmtes Maass überschreiten, zu Erregungen zu verwerthen, oder dass der Muskel unfähig sei, auf die ein gewisses Maass überschreitenden Erregungen mit einer grösseren Zuckung zu antworten; man sprach daher von einem Zuckungsmaximum. Da dieses, wie wir sahen, in dem früher angenommenen Sinne nicht existirt, so fällt diese letzte Alternative von selber fort. Wir sehen, dass der Muskel es wohl vermag sich auf verstärkten Reiz selbst über ein gewisses »Maximum« zusammen zu ziehen, bis zu welcher Grenze lassen wir für's Erste dahingestellt, dass also im Muskel an und für sich ein Hinderniss nicht liegen kann, eben so wenig aber im Nerven, durch dessen Vermittlung ja der Vorgang nur statt finden kann. Es fragt sich aber doch: Ist es der Muskel an und für sich nicht schon, der die vorliegende Erscheinung bietet, fällt dem Nerv nur die Vermittlerrolle zu oder antwortet der Muskel für sich auf ähnliche Reize in anderer Weise; mit anderen Worten: ist unsere Erscheinung eine idiomuskuläre oder eine neuromuskuläre? Um diese zwei Möglichkeiten einer Entscheidung zu unterwerfen, war es nothwendig, den Einfluss des Nerven zu eliminiren und den Muskel direct in gleicher Weise zu reizen. So lange man dieses that bei intacten intramuskulären Nervenenden wäre, falls die Erscheinung gleichmässig aufträte, kein sicherer Schluss erlaubt gewesen; wenn man jedoch die Lebensfähigkeit des Nerven und seiner Enden

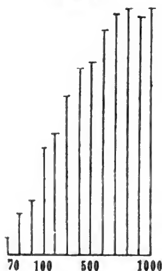
im Muskel vernichtete und dann reizte, so war zu einer einfachen Entscheidung zu gelangen.

Wenn wir auch im Curare kein Mittel besitzen, das die intramuskulären Nervenenden sicher ihrer Funktion beraubt, so war doch ein Versuch mit demselben nicht unangezeigt; ein negatives Resultat gestattete dann einen Schluss a fortiori. Während nun ein Bein des Frosches durch Unterbinden vor der Curarewirkung geschützt war, wurde das andere zusammen mit dem ganzen Organismus vollständig in den gelähmten Zustand versetzt. Das nicht curarisirte Präparat, in gewöhnlicher Weise behandelt, zeigte die übermaximalen Zuckungen und die Stufen wie erwartet, während der curarisirte Muskel, direkt gereizt durch Einführung der Elektroden in die contractile Substanz selbst, allmählig wachsende Zuckungen darbot ohne jegliche Abstufungen.

Versuchsreihe VIII.

Schliessungsschläge; absteigender Strom; 4 Elemente; 5 gr. Belastung; der curarisirte Muskel direkt gereizt.

Fig. 9.



Um die durch die Polarisation möglicherweise im Nerven und Muskel herbeigeführten Veränderungen zu neutralisiren, wurde einer jeden durch einen Schliessungsschlag erzeugten Erregung sofort eine durch einen Oeffnungsschlag erzeugte nachgesendet. Bei dieser Art von Reizung waren die Zuckungen bei Oeffnungsschlägen kleiner als die bei Schliessungsschlägen, während bei der Reizung des Nerven die Oeffnungsschläge grössere Zuckungen auslösten als die Schliessungsschläge bei derselben Stellung der secundären Spirale, wenigstens bei den grösseren Stromstärken.

Ebensowenig konnte ferner das Phänomen hervorgerufen werden, wenn man am lebenden Thiere den Muskel direkt durch Einführen der Elektroden in denselben reizte. Es ist also als erwiesen anzusehen, dass wir es mit einer neuromuskulären und nicht mit einer idiomuskulären Erscheinung zu thun haben.

V. Das Phänomen ist nicht identisch mit den von Wundt und Munck beschriebenen Modificationen.

Wundt sagt in seiner Abhandlung »über secundäre Modification der Nerven« (Reichert und Du Bois-Reymonds's Archiv, 1859, S. 539, ff.):

»Lässt man Schliessungs-Inductionsschläge von absteigender Richtung bei einer so gewählten Entfernung beider Rollen, dass gerade eine schwache Zuckung eintritt, mit solcher Raschheit sich folgen, dass immer einige Secunden nach Beendigung der Zuckung ein neuer Inductions-

schlag einwirkt, so sieht man die Grösse der Zusammenziehung immer mehr zunehmen, bis sie das Zuckungsmaximum erreicht.«

Wundt findet dann weiter, dass es eine Grenze zwischen Zuckung und Tetanus nicht gebe und sagt ferner (S. 541):

»Nimmt man die Ströme stärker, so z. B., dass die Inductionsschläge beider Richtungen das Zuckungsmaximum veranlassen, so verhält sich die Sache im Wesentlichen ganz ähnlich: man sieht hier das Zuckungsmaximum anfangs zunehmen und zwar für beide Richtungen, und dann nimmt die aufsteigende Zuckung ab, während die absteigende noch im Wachsen begriffen ist.«

Wie man sieht, so sind die Bedingungen dieses Versuches total andere als in unserm Fall. Unsere Inductionsschläge erfolgen in derartigen zeitlichen Abständen von einander, dass die Wirkung des vorhergehenden aufgehoben ist während die des folgenden beginnt. Bei Wundt sind die übermaximalen Zuckungen abhängig von der schnellen Aufeinanderfolge der einzelnen Schläge, von dem schnellen Wechsel in den Stromdichten, unabhängig von der Stärke des Stromes; in unsern Versuchen sind sie abhängig hauptsächlich von dieser; wir sprechen daher bei unserer Erscheinung auch gar nicht von einer »Modification«, bei welcher eben die Bedingung erfüllt sein muss, dass auf einen durch Erregungen modificirten Nerven die folgenden Reize anders wirken als sie ohne diese vorhergegangenen Erregungen wirken würden. Wundt sagt zudem in seinen »Bemerkungen zu dem Aufsatze des Hrn. Dr. H. Munck u. ff.« Reichert's Archiv 1861, S. 782: »Ich habe gefunden, dass 10—15 Secunden nach Einwir-

kung des Inductionsschlages die Modification sich nicht mehr merklich geltend macht und daher auch die Häufung der Modificationswirkung ausbleibt.« In unserm Fall tritt — man kann es mit Gewissheit behaupten — eine jede Zuckung unabhängig von der andern ein; vollkräftig beweisend dafür ist eben die schon oben angeführte Thatsache, dass, wenn man die Stromstärken statt wachsen sich mindern lässt, jedesmal denselben Stromstärken wieder dieselben Muskelzuckungen entsprechen.

Munck nun meint (»Untersuchungen über die Leitung der Erregung im Nerven«, Reichert und Du Bois-Reymonds's Archiv, 1860, S. 798, ff.; 1861, S. 425, ff.; 1862, S. 1, ff.), dass das beobachtete Wachsen des Erregungsmaximums Folge sei des überhaupt beobachteten Ansteigens des Erregungsmaximums mit der Zeit, während Wundt es ansieht als Folge einer sogenannten secundären Modification. Wie dem aber auch sein möge — beide Forscher haben für ihre Anschauung eine Reihe von Gründen und Versuchen ins Feld geführt — an dieser Stelle soll es nur darauf ankommen zu erweisen, dass Munck es mit einer andern Thatsache zu thun hatte als der in der vorliegenden Untersuchung beschriebenen. Munck sagt (1860, S. 810): »Das Erregungsmaximum steigt in der ersten Zeit nach der Trennung des Nerven vom lebenden Organismus sehr rasch beträchtlich an, um dann erst langsam zu sinken.« Ferner (1861, S. 436): »Nie, wenn eine Stunde seit dem Tode des Frosches verflossen war, nahm das Erregungsmaximum an Grösse zu. Es kann somit keinem Zweifel mehr unterliegen, dass das Ansteigen des Erregungsmaximums, welches wir beobachtet haben, eine einzig und allein von der Zeit abhängige Veränderung desselben gewesen

ist.« Es liegt auf der Hand, dass die hier beschriebene Beobachtungsreihe ganz anderer Natur ist als die unsrige; Munck selbst spricht es klar aus, dass er es nur mit postmortalen Erscheinungen zu thun habe, während wir es uns ja schon oben angelegen sein liessen zu erweisen, dass weder ein Ermüdungs- noch ein Absterbe-Phänomen vorliege.

VI. Abhängigkeit von der Stromesdauer.

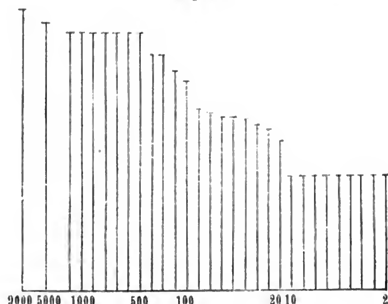
»Wenn ein elektrischer Strom den Muskel oder Nerven des Frosches durchfliesst, so hängt die Grösse der bei seiner Schliessung und Oeffnung auftretenden Zuckung nicht allein ab von der Geschwindigkeit, mit welcher die Dichtigkeit desselben im reizbaren Gebilde sich ändert, sondern auch von der Zeit, während welcher er dasselbe in constanter Dichtigkeit durchfliesst.« Unter diesen allgemeinen, von Fick in seinen »Beiträgen zur vergleichenden Physiologie der irritabelen Substanzen (Braunschweig 1863, S. 32)« erwiesenen Satz stellt sich auch die vorliegende Erscheinung. Sie ist also nicht lediglich abhängig von der Stromstärke, wie dargethan wurde, sondern ebenfalls von der Stromdauer. Wir beobachteten sie hauptsächlich bei den Erregungen, welche durch Schliessungsschläge, dagegen sehr selten und nur unausgesprochen bei solchen, welche durch Oeffnungsschläge hervorgerufen wurden. Schon das spricht für die Annahme, dass in der kürzeren Dauer des Oeffnungsschlages der Grund für das Ausbleiben der Stei-

gerung des Erregungsmaximums zu suchen sei. Gekräftigt aber wird diese Annahme noch dadurch, dass, wenn man einen Kettenstrom analog wirken lässt, die Erscheinung in auffallenderer Weise zur Geltung gelangt, wenn er von längerer, als wenn er von kürzerer Dauer ist. In dem letzteren Falle bleibt sie sogar häufig aus, ist jedoch an demselben Präparat darstellbar, wenn man nur den Strom länger einwirken lässt. Die Versuche zu diesem Zwecke wurden derart angestellt, dass sich der Schluss und die Oeffnung des Stromes durch den Fick'schen Spiralrheotom (Medicinische Physik, 2. Aufl. 1866, S. 425, ff.) herstellte, bei dem man durch Verschieben eines Messingplättchens mit Leichtigkeit die Stromdauer variiren kann. Die Stromstärke wurde vergrössert und verringert durch einen in den primären Strom eingeschalteten Stöpselrheostaten, an welchem man durch Herausziehen und Hineinstecken der Stöpsel den Widerstand planmässig wachsen und abnehmen lassen konnte.

Versuchsreihe IX.

Am lebenden Frosch; 20 kleine Grove'sche Elemente; 15 Sec. Pause; Stromdauer verhältnissmässig lang.

Fig. 10.



Da eine Summirung der Zuckungen, wie Helmholtz nachgewiesen hat, statt finden kann, so war zu zeigen, dass bei Anwendung des Kettenstromes in dieser Summirung nicht der Grund der Erscheinung liege. Es wurde daher eine Stromesdauer von einer Secunde angewendet, die zwischen der Schliessungs- und Oeffnungs-Zuckung verstrich, und es boten nun die ersteren allein schon die Erscheinung der Stufen und die Erhebungen über das »Maximum« dar. Meist waren die Oeffnungs-Zuckungen kleiner als die Schliessungs-Zuckungen.

Um zu untersuchen, wie weit sich durch stärkere Reize die Erregungen steigern liessen und um eine Gesetzmässigkeit in der Art dieser Steigerungen, in der Aufeinanderfolge der Stufen ausfindig zu machen, wurden mit einem sehr grossen Inductionsapparate dieselben Versuchsreihen durchexperimentirt; allein es gelang nicht ein positives Ergebniss zu statuiren.

Bei all' diesen Versuchen spielen eine so grosse Reihe von Umständen mit, die wir noch nicht im Stande sind zu ermessen und welche die Resultate trüben, dass die Auffindung der Gesetzmässigkeit in den Erscheinungen dadurch sehr erschwert wird.

Aus den vielerlei sich darbietenden Unregelmässigkeiten, die sich aber mit einer gewissen Constanz dann und wann wiederholten, sei es gestattet folgende zwei anzuführen:

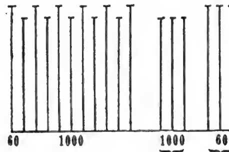
1) Ein stärkerer Reiz löste oft mit auffallender Regelmässigkeit eine geringere Muskelzuckung aus als ein

schwächerer, und wenn man diese zwei Reize dicht hintereinander abwechselnd wirken liess, so kehrte dieselbe Erscheinung stets wieder. Als Beispiel möge folgender Versuch dienen:

Versuchsreihe X.

Schliessungsschläge; absteigender Strom; 10 gr. Belastung; 20 Secunden Pause; die kleineren Zuckungen erfolgten immer bei einer Stromstärke von 1000, die grösseren bei einer von 60.

Fig. 11.



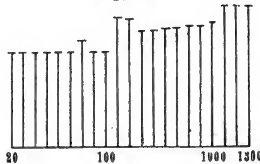
2) Es trat manchmal, nachdem das Maximum überschritten war und übermaximale Zuckungen sich eingestellt hatten, bei stärkeren Reizen auf eine weitere Verstärkung dieser nicht ein Gleichbleiben oder noch eine Vergrösserung der Muskelzuckung, sondern eine Verkleinerung derselben ein, die aber dann, nachdem sie durch eine gewisse Strecke der Reizskala hindurch angedauert hatte, wieder einer Vergrösserung, entsprechend den weiteren stärkeren Reizen, Platz machte. Ein Beispiel bietet folgender Versuch:

Versuchsreihe XI.

Am lebenden Frosch; absteigender Strom; Schliessungsschläge; 5 gr. Belastung; 15 Secunden Pause; 3 Elemente.

Es kehrte in 4 nacheinander angestellten Versuchen an demselben Präparat stets dieselbe Senkung bei derselben Stromstärke wieder.

Fig. 12.



VII. Schluss.

Den mitgetheilten Thatsachen eine theoretische Grundlage zu geben durch eine sich den Lehren der Nervenphysiologie einreihende Hypothese bin ich ausser Stande. Um jedoch die beschriebene Erscheinung der Anschauung ein wenig näher zu rücken, sei es gestattet ein Gleichniss anzuführen, das ich der Anregung des Hrn. Prof. Fick verdanke und das, wenn es auch kein gar zu helles Licht auf diesen sich der direkten Beobachtung so gänzlich entziehenden Prozess wirft, doch vielleicht dazu beiträgt ihn der Vorstellung etwas geläufiger zu machen.

Es wäre nämlich denkbar, dass die Grösse der Muskelzuckung nicht der richtige Ausdruck sei für die Grösse der Erregung im Nerven; es könnte diese stetig wachsen, ganz proportional dem stetig sich verstärkenden Reize, während jene nur sprungweise zu einem höheren Werthe zu gelangen vermöchte, indem immer erst ein bestimmtes

Erregungsmaass, das sich durch wiederholte Reize ansammeln könnte oder das durch einen einmaligen grösseren Reiz gesetzt würde, im Stande wäre eine grössere Zuckung auszulösen als bei einem kleineren Reiz.

Machen wir uns zunächst recht klar, was es eigentlich zu erklären gilt: Es ist längst bekannt, dass die irritabelen Gebilde die merkwürdige Eigenschaft haben für jeden Reiz eine gewisse Summe von Spannkräften disponibel zu halten; mehr als diese Summe kann nicht auf einmal in lebendige Kräfte umgesetzt werden so stark auch der Reiz werde. Es ist nicht möglich, durch einen Reiz den ganzen Vorrath des Nerven an Spannkräften zu erschöpfen, denn sonst würde ja ein zweiter Reiz keine Erregung mehr bewirken. Dieser Satz wird durch die vorliegenden Thatsachen nicht in Frage gestellt, denn wir kommen ja hier auch zu einem wahren Maximum der Zuckung, das bei noch so hoher Steigerung des Reizes nicht überschritten wird. Man hat nun aber ferner früher angenommen, dass von dem für jeden Reiz disponibeln Spannkraftsmaasse in stetig regelmässigem Gange um so mehr ausgelöst werde, je grösser der Reiz sei, wenn derselbe überall so klein sei, dass er eben nicht das ganze disponibele Maass von Spannkräften auslöse. Diese Vorstellung ist es nun, die nach den vorgelegten Thatsachen unhaltbar ist. In der That sahen wir mit wachsendem Reize das Maass der in Freiheit gesetzten Spannkräfte wachsen bis zu einem gewissen Werthe, und wenn alsdann der Reiz weiter wächst, so wächst die ausgelöste lebendige Kraft (Zuckung) zunächst nicht mehr. Es scheint, als wäre durch diese Reize schon die für jeden Reiz überhaupt disponibele Spannkraftssumme erschöpft. Das ist aber nicht der Fall: ein Reiz kann

noch mehr Spannkräfte in Freiheit setzen, aber erst dann, wenn er eine gewisse Grenze überschritten hat.

Wir können uns nun die für jeden Reiz disponibele Spannkraftssumme vorstellen als eine gewisse Menge einer verbrennlichen Substanz, welche stets, so wie sie abgebrannt ist, durch eine neue, gleich grosse Menge aus dem ganzen Vorrath des Nerven ersetzt wird (so lange die Erregbarkeit des Nerven constant bleibt). Nehmen wir nun als Gleichniss für den ganzen Spannkraftsvorrath des Nerven einen unerschöpflichen Vorrath von Schiesspulverpatronen; von ihnen seien für jeden Reiz eine gewisse Anzahl, beispielsweise 100, disponibel. Den Reiz wollen wir vergleichen mit einem heissen Metallstück, welches an den Zündern dieser Patronen vorübergeführt wird. Die Intensität des Reizes würde dann repräsentirt durch die Temperatur unseres Metallstückes. Wir wollen ferner annehmen, der Zünder der Patronen sei so beschaffen, dass er sich bei 100° entzünden könnte; dann würde bei Temperaturen des Mettallstückes unter 100° gar keine Erregung entstehen. (Reize, zu schwach um eine Zuckung auszulösen.) Ist die Temperatur des Metallstückes wenig über 100°, so werden einige von den 100 Patronen explodiren, aber noch ehe alle entzündet sind, hat das Metallstück so viel Wärme abgegeben, dass es nicht mehr 100° hat und die folgenden bleiben unentzündet. (Der für einen Reiz disponibele Spannkraftsvorrath wird nicht erschöpft; Reize, welche untermaximale Zuckungen geben.)

Natürlich werden um so viel mehr Patronen entzündet je höher die Temperatur des Metallstückes ist. (Die Zuckung ist um so grösser je stärker der Reiz.) Hat jetzt die Temperatur des Metallstückes eine gewisse Grenze erreicht,

so werden alle disponibeln Patronen entzündet; mag nun aber die Temperatur auch noch weiter gesteigert werden, es kann sich doch nur gerade die disponibele Anzahl von Patronen entzünden. (Maximum der Zuckung.)

Wir sehen also, das Bild in seiner bisherigen Ausführung veranschaulicht das Ausbleiben der Zuckung bei ganz schwachen Reizen, das proportionale Wachsen der Zuckung mit wachsender Reizstärke und das Stehenbleiben ihres Werthes auf einer gewissen Stufe, welche demnach das überhaupt erreichbare Maximum zu sein scheint.

Nun haben wir aber gesehen, dass, wenn die Reizstärke noch um ein gewisses Maass gesteigert wird, ein neues Wachsen der Zuckung mit wachsender Reizstärke beginnt.

Diese Thatsache lässt sich auch noch durch eine leichte Modification unserem Bilde einreihen: Wir brauchen nur anzunehmen, neben den 100 bei 100° entzündlichen Patronen sind noch Patronen anderer Art, wir wollen sagen 50, für jeden Reiz disponibel. Sie sollen den ersteren an Stärke der Ladung gleichen, doch mit einem Zünder versehen sein, welcher sich erst bei bedeutend höherer Temperatur entzündet, beispielsweise bei 500°; sie seien ausserdem zwischen den andern gleichmässig vertheilt, so dass das Metallstück auch ihre Zünder stets berühren muss. Wenn jetzt z. B. 200° die Temperatur wäre, bei welcher das Metallstück die 100 Patronen der ersten Art alle entzünden kann, dann wird eine weitere Steigerung bis 500° keine stärkere Entladung zu Stande bringen. Dem Temperaturintervalle von 200 — 500° würden als dem Theile der Skala Reizwerthe entsprechen, für welche constant und unabhängig von der Veränderung der Reizstärke die schein-

bar maximalen Zuckungen der ersten Stufe entstehen. Ist dagegen die Temperatur des Metallstückes höher als 500°, dann werden ausser den 100 Patronen der leichter entzündlichen Art auch noch einige der anderen Art entzündet werden, und die Entladung wird demnach mit steigender Temperatur von 500° an wieder zu wachsen anfangen bis die Temperatur so hoch gestiegen ist, dass die im Metallstück vorhandene Wärmemenge eben ausreicht, um die 50 Patronen der zweiten und die 100 Patronen der ersten Art zu entzünden. (Allmähliges Ansteigen der »übermaximalen« Zuckungen bis zu einer zweiten Stufe, bis zu dem wirklichen Maximum.)

Noch manche, im Verlaufe dieser Untersuchung erwähnte Thatsachen fügen sich dem Gleichniss so vortrefflich, dass ich nicht unterlassen kann noch mit zwei Worten darauf hinzudeuten.

Es wurde oft bemerkt, dass das Stehenbleiben der Zuckung auf einer Stufe bei wachsendem Reize bald mehr, bald weniger grosse Strecken der Reizskala umfasst; bisweilen ist nur noch eine Andeutung dieses Stehenbleibens zu sehen, indem für einen gewissen Punkt der Reizskala das Wachsthum der Zuckungen nur langsamer ist als vorher und nachher. Dieser Verschiedenheit im Verhalten des Nerven entspricht in unserm Bilde die grössere oder geringere Verschiedenheit in der Entzündungstemperatur der zweierlei Arten von Patronen. Offenbar umfasst die erste Stufe der Entladungsstärke ein um so grösseres Temperaturintervall des entzündenden Metallstückes je weiter die Entzündungstemperaturen der zwei Arten von Patronen auseinander liegen. Es ist nun ferner Nichts wahrscheinlicher als die Annahme, dass sich durch die Ermüdung



